

# UN FENOGRAMA DE LA SUBFAMILIA AMPHIGNATHODONTINAE (HYLIDAE) BASADO EN LA MORFOMETRIA

por

RAYMOND F. LAURENT\*

## SUMMARY

A phenogram of the subfamily Amphignathodontinae (Hylidae) based on morphometry. A tentative phenogram of some species of Amphignathodontinae with morphometric data is presented. Four methods have been tried: UPGMA of WPGMA, with or without the size of the animals. Size and the WPGMA method seem to be the most satisfactory. However they cannot be taken as a faithful imagen of the reality, since the genera *Anotheca* and *Nyctimantis*, recognized as not belonging to the subfamily, are not separated first, as it should be. The genera *Cryptobatrachus* and *Stefania* appear closely related; *Fritziana* and *Flectonotus* are associated with the small southern Andean species of *Gastrotheca* which is at odds with Maxson's findings: they might plausibly be united. On the other hand, *Gastrotheca* appears composite. The southern montane species which include the type species of the genus *G. marsupiata*, are somewhat different from the northern andean forms which are definitely larger, but the eastern species of the *ovifera* group may deserve their own genus *Opisthodelphys* Günther. The most intriguing fact is the very close relationships between the *G. cornuta* group and *Amphignathodon*.

## INTRODUCCION

La morfometría es el último refugio de la precisión en animales como los Anfibios que tienen tan pocos caracteres merísticos. Experimentos recientes (Laurent 1980, 1981) muestran que, interpretada por métodos de taxonomía numérica, puede ser una herramienta sumamente valiosa, aunque no infalible en la evaluación y comparación de las afinidades.

Se presenta aquí otro experimento, sobre los Amphignathodontinae, el grupo de las ranas marsupiales. El proyecto inicial era de usar 5 ♂ y 5 ♀ de todas las especies y subespecies del grupo pero como W.E. Duellman emprendió la revisión del mismo, pareció redundante duplicar su trabajo y se decidió

simplemente utilizar los datos ya recogidos, puesto que se observaron varios resultados interesantes.

La mayoría de estos datos proviene de las colecciones de algunos Museos europeos. Además, se agregaron los del material presente en la Fundación Miguel Lillo, incluyendo especies argentinas y otras conseguidas por canje. También en ocasión de un viaje a Venezuela, se sumaron algunas especies de este país, disponibles en la Universidad de los Andes, Mérida, y varias instituciones de Caracas (ver al final del trabajo la lista del material examinado).

La subfamilia de las ranas marsupiales (Amphignathodontinae) contiene 8 géneros, según la clasificación propuesta por Duellman en sus "Hylids of Middle America" (1970).

Desde entonces se excluyeron de la subfamilia los géneros *Nyctimantis* (Duellman y Trueb 1976) y *Anotheca* (Maxson 1977). Sin embargo los investigué, para ver dónde se ubican en un fenograma morfométrico. Era

\* Profesor Titular, Fundación Miguel Lillo, Investigador Principal, C.O.N.I.C.E.T., Director del Programa de Herpetología del C.O.N.I.C.E.T.

una prueba interesante del método. De todos modos, como se apartan de los verdaderos *Amphignathodontinae* desde la primera dicotomía de la clave, deberían separarse de igual manera en el fenograma, lo que no fue el caso como veremos más adelante.

Se puede distinguirlos como sigue:

- I - Huevos no depositados sobre la espalda de la hembra.
  - A - Cráneo sin excrescencias espinosas. Una bolsa vocal. Ecuador al este de los Andes. 1 especie  
..... *Nyctimantis* Boulenger, 1882.
  - B - Cráneo con excrescencias espinosas. Sin bolsa vocal, América Central, 1 especie  
..... *Anotheca* M. Smith, 1939.
- II - Huevos depositados sobre la espalda de la hembra. Branquias embrionarias, en forma de campana.
  - A - Huevos sin bolsa dorsal.
    1. - Piel dorsal diferenciada, formando pequeñas depresiones individuales para los huevos. Desarrollo directo.
      - a - Dientes vomerianos entre las coanas, delante de los palatinos. 1er. dedo más largo que el 2º. Tamaño: 55-92 mm. Montañas de Guyana y del Sud de Venezuela, 6 especies  
..... *Stefania* Rivero, 1967.
      - b - Dientes vomerianos entre los palatinos y detrás de las coanas. 1º dedo no más largo que el 2º. Tamaño: 33-47 mm. Andes de Colombia, 3 especies  
..... *Cryptobatrachus* Ruthven, 1916.
    2. - Piel dorsal no diferenciada, formando una cubeta donde están los huevos. Renacuajos bromelícolas. Tamaño: 30-40 mm. Sureste de Brasil, 2 especies.  
..... *Fritziana* Mello-Jeíto, 1937.
  - B - Huevos puestos en una bolsa dorsal.
    1. - Bolsa dorsal transparente, abriéndose por una hendidura mediana. Tamaño muy pequeño: 20 - 32 mm. Sudeste de Brasil, Venezuela, Trinidad, 3 especies  
..... *Flectonotus* Miranda-Ribeiro, 1920.
    2. - Bolsa dorsal no transparente, abriéndose por un orificio posterior.
      - a - Quijada inferior sin dientes. Tamaño 25-85 mm. Panamá y América del Sur hasta la Provincia de Catamarca. Más de 30 especies  
..... *Gastrotheca* Fitzinger, 1843.
      - b - Quijada inferior con dientes. Tamaño: 70-80 mm. Ecuador, 1 especie  
..... *Amphignathodon* Boulenger, 1882.

La ubicación de los dos primeros géneros (*Anotheca* y *Nyctimantis*) era dudosa desde el principio, porque no tienen la biología muy especializada que caracteriza el resto del grupo: el desarrollo de los huevos sobre la espalda de la hembra, con branquias externas embrionarias en forma de campana. Hoy en día,

ya se sabe que no pertenecen realmente a la subfamilia. Hay géneros con bolsa "marsupial" (*Amphignathodon*, *Gastrotheca*, *Flectonotus*) y géneros sin bolsa (*Cryptobatrachus*, *Stefania*, *Fritziana*). El desarrollo es en general directo, pero muchas especies de *Gastrotheca* y *Fritziana* tienen renacuajos. No se dice que todavía los tienen, porque hay una muy fuerte presunción de un real retorno de la evolución en este caso. En efecto, el parentesco es tan estrecho entre especies que tienen un desarrollo directo y las que lo tienen indirecto que no solamente no se puede considerar la existencia de renacuajos como un carácter invariablemente primitivo (plesiomorfo), sino que es probablemente siempre secundario en el grupo, puesto que se encuentra especialmente en *Gastrotheca* que podría difícilmente pasar por su género más primitivo.

Hay en la subfamilia otro caso aún más curioso: son los dientes que *Amphignathodon* tiene en la quijada inferior. Se conocen varios Anuros que tienen odontoides, es decir excrescencias del dental, pero ningún otro tiene verdaderos dientes, que desaparecieron desde el principio de su evolución. De ser un carácter plesiomorfo, se podría encontrar en una familia muy primitiva y más bien la más arcaica: los *Leiopelmatidae*. Pero aquí debe necesariamente ser un carácter apomorfo e ilustrar un caso de reversibilidad evolutiva.

## METODO

Ya fue descrito el método empleado en este trabajo (Laurent, 1967, 1981). Consta esencialmente en tomar muchas medidas sobre un número limitado (idealmente 5 ♂ y 5 ♀) de cada muestra y calcular para cada medida lo que llamé su índice logarítmico, es decir la diferencia entre el logaritmo de su promedio y el del tamaño medio. Se puede entonces sumando las diferencias entre estos índices calcular la distancia morfométrica entre todos los taxa considerados, y después, establecer fenogramas según los métodos descritos por Sneath y Sokal (1973). Se empieza con muchas medidas pero hay que eliminar varias en el curso del trabajo, por dos razones principales: hay medidas intrínsecamente imprecisas, especialmente en Anfibios, en particular las pequeñas (menos de 0,1 mm); a menos de usar instrumentos muy perfeccionados, se consiguen resultados tan variables y erráticos que se vuelven inútiles y hasta incoherentes. Vale decir que no se

deben usar medidas de variabilidad muy grande. Luego hay también medidas redundantes, como por ejemplo, las ocho medidas que pueden expresar, positiva o negativamente, el desarrollo de la membrana interdigital del pie. Obviamente, utilizarlas todas daría resultados engañosos, pero basarse en una sola podría no ser suficiente. Hay que descartar las que tienen un alto grado de correlación y conservar las que tienen una correlación baja.

Así, en los Amphignathodontinae, se usó al principio 50 medidas, incluso el tamaño. Se eliminaron dos por imprecisión irremediable: el diámetro del tubérculo metatarsal externo a menudo indistinto y la distancia entre los dos tubérculos metatarsales. Pero se tenía todavía seis medidas en relación con el desarrollo de la membrana interdigital del pie. Esta redundancia separaba especies muy estrechamente emparentadas que difieren en el desarrollo de las membranas. Entonces se redujo su número de 6 a 2 y se consiguieron resultados plausibles. Las medidas usadas son las siguientes (figs. 1-5).

- 0. HA: Tamaño (distancia de la punta del hocico al ano).
- 1 - AAB = ancho del antebrazo (entre la faz interior y la faz exterior)
- 2 - AB = largo del antebrazo (codo-muñeca)
- 3 - AC = ancho de la cabeza
- 4 - ALC = altura de la cabeza
- 5 - ATb = ancho de la tibia
- 6 - ATr = ancho del tarso (cerca de su extremidad distal)
- 7 - A3D = ancho del tercer dedo de la mano a la altura de la penúltima falange
- 8 - A4DP = ancho del cuarto dedo del pie a la altura de la penúltima falange
- 9 - B = largo del brazo (de la axila al codo)
- 10 - CS = distancia de la comisura labial al mentón
- 11 - DN = espacio internasal
- 12 - DO = distancia entre los ángulos oculares anteriores
- 13 - DO' = espacio interorbital (distancia entre las párpadas superiores)
- 14 - DOP = distancia entre los ángulos oculares posteriores
- 15 - D3D = ancho del disco terminal del tercer dedo de la mano

- 16 - D4DP = ancho del disco terminal del cuarto dedo del pie
- 17 - H = largo del hocico (desde el borde anterior del ojo)
- 18 - LC = largo de la cabeza (del borde posterior de las quijadas a la punta del hocico)
- 19 - M = largo del muslo (ver fig. 1)
- 20 - NB = distancia vertical de la nariz a la boca
- 21 - NH = distancia de la nariz a la punta del hocico
- 22 - NO = distancia de la nariz al ojo
- 23 - O = diámetro horizontal del ojo (sin los bordes)
- 24 - OB = distancia del surco subocular a la boca
- 25 - OTi = distancia del ojo al timpano
- 26 - P = largo del pie (desde el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
- 27 - PA1-2 = distancia entre el borde interno de la muñeca y el punto de separación entre el 1º y el 2º dedo (ver fig. 2) de la mano
- 28 - PA3-4 = distancia entre el borde interno de la muñeca y el punto más proximal de la membrana interdigital entre los 3º y 4º dedos
- 29 - PP1-2 = distancia entre el borde proximal del tubérculo metatarsal interno y el punto más proximal de la membrana interdigital entre los 1º y 2º dedos del pie
- 30 - PS = ancho de una párpada superior
- 31 - Tb = largo de la tibia
- 32 - Ti = diámetro horizontal del timpano
- 33 - TMC = largo del tubérculo metacarpal (a lo largo del 1º dedo de la mano)
- 34 - TMI = largo del tubérculo metatarsal interno
- 35 - Tr = largo del tarso (desde el calcáñar hasta el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
- 36 - 1D = largo del 1º dedo de la mano (desde la muñeca)
- 37 - 1DP = largo del 1º dedo del pie (desde el borde proximal del tubérculo metatarsal interno)
- 38 - 1D2 = largo del 1º dedo de la mano, desde su base del lado del 2º

- dedo
- 39 - 2D = largo del 2º dedo de la mano, desde la muñeca
- 40 - 3D = largo del tercer dedo de la mano, sin el metacarpal
- 41 - 4DP5 = distancia entre la punta del 4º dedo del pie y la proyección sobre él del punto más proximal de la membrana interdigital entre los 4º y 5º dedos (ver fig. 3)
- 42 - 4D3 = distancia entre la punta del 4º dedo de la mano y la proyección sobre él del punto más proximal de la membrana interdigital entre los 3º y 4º dedos (ver fig. 2)

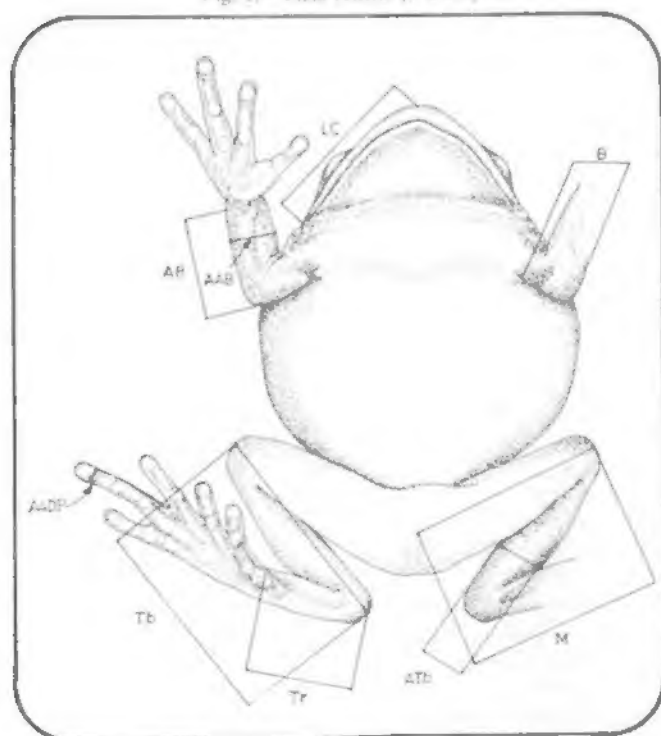
#### ABREVIATURAS

- BM = British Museum (Natural History) - Londres
- FML = Fundación Miguel Lillo - Tucumán

- FMNH = Field Museum of Natural History - Chicago
- IRSNB = Institut Royal des Sciences Naturelles - Bruxelles
- IZT = Instituto de Zoología Tropical - Caracas
- KU = University of Kansas Museum of Natural History - Lawrence
- MCNC = Museo de Ciencias Naturales - Caracas
- MCZ = Museum of Comparative Zoology (Harvard) - Cambridge
- MNHP = Muséum National d'Histoire Naturelle - Paris
- SCN = Sociedad de Ciencias Naturales La Salle - Caracas
- SMF = Natur Museum Senckenberg - Frankfurt a/M
- UAM = Univesidad de Los Andes - Mérida
- ZSM = Zoologische Staatssammlung des Bayerischen Staates - München

#### MEDICIONES UTILIZADAS (*Gastrotheca riobambae*)

Fig. 1. Vista ventral (x 2 1/2)



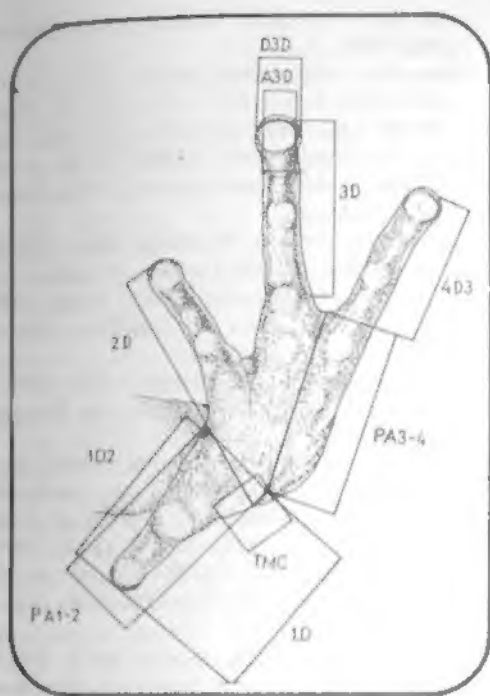


Fig. 2.— Mano (x 5)

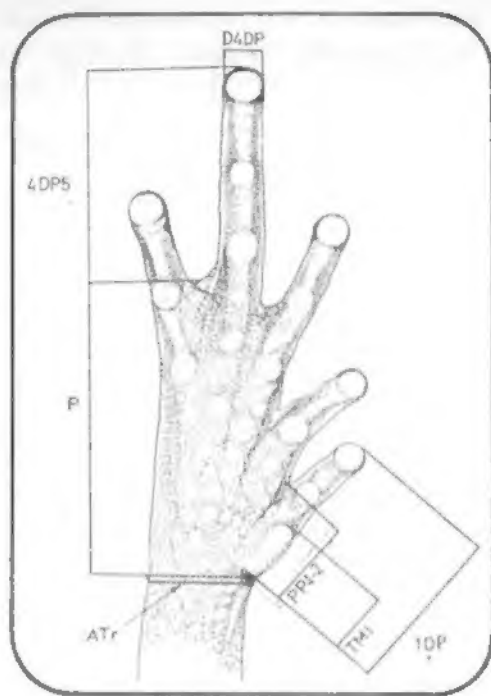


Fig. 3.— Pie (x 5)

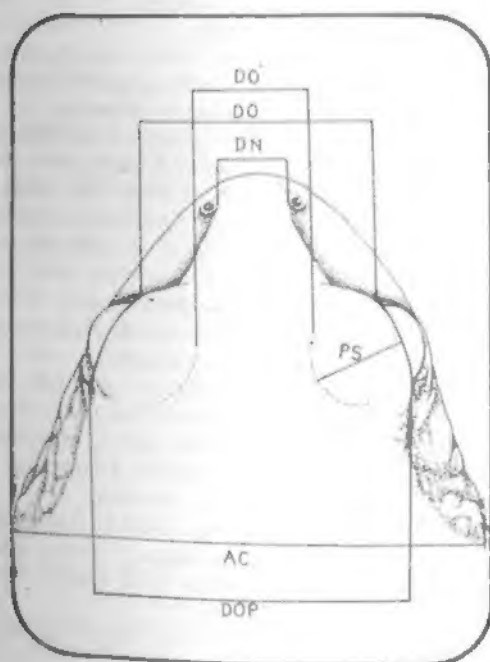


Fig. 4.— Cabeza, vista dorsal (x 5).

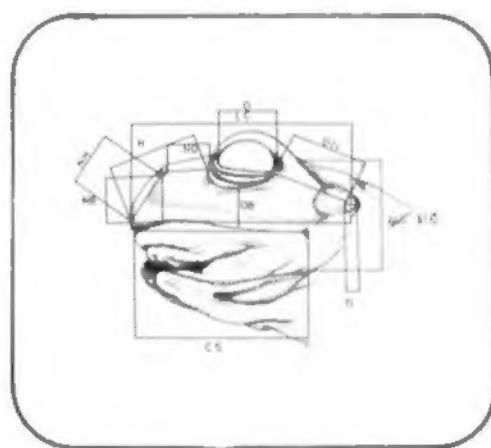


Fig. 5.— Cabeza, vista lateral (x 5)

## MATERIAL

- Amphignathodon guentheri* Boulenger. BM 1946-9-7-28 (Holotipo ♀). Intac, Ecuador.
- Anotheca spinosa* (Steindachner). BM 1930-4-10-1(♂), Córdoba, Colombia. SMF 43268-69 (♂♂), 41239 (♀), Cuantlapan, Vera Cruz, México. BM 1902-5-12-61 (juv.), Carrillo, Costa Rica.
- Cryptobatrachus boulengeri* Ruthven. BM 1916-4-4-20-21 (2 ♂♂), 1921-1-25-1 (♀). Santa Marta, Colombia. FML 02678 (♂) Area de Mica, ruta a San Lorenzo. Sierra Nevada de Sta. Marta, Magdalena, Colombia.
- Cryptobatrachus fuhrmanni* (Peracca). MCZ 16266 (♀), Sonson, Colombia. MCZ 24887 (♀) Jerico, Dep. Antioquia, Colombia.
- Flectonotus fissilis* (Miranda-Ribero). MNHP 1967-507 (♀), Brasil. BM 1949-1-1-61-62 (2 ♀♀), Serra dos Orgaos, Brasil.
- Flectonotus fitzgeraldi* (Parker). BM 1947-2-22-41 (Holotipo), Monte Tucuche, Trinidad. BM 1940-3-10-96-97, Monte Acipo, Trinidad. BM 1971-1617, 1619-20, 1624-26, Tamana Cave, Trinidad.
- Flectonotus pygmaeus* (Boettger). BM 1975-1360, IZT 1011, SCN 7454-58, Rancho Grande, Venezuela. SCN 3104, Caguaita, Distr. Federal, Venezuela. SCN 3110, La Conchita, Distr. Federal, Venezuela.
- Fritziaria goeldii* (Boulenger). BM 1947-2-12-69 (Holotipo), Theresopolis, Brasil. BM 95-3-64 Theresopolis, Brasil. SMF 30989-90, Santa Teresa, Brasil SMF 60509, Tijuca, Brasil. MNHP 02-378.
- Fritziaria ohausi* (Wandolleck). BM 1964-158, Paranapiatoba, Brasil.
- Gastrotheca angustifrons* Boulenger. BM 1947-2-2-38, Cachabe, Ecuador (Holotipo ♂).
- Gastrotheca bifasciata* Vellard (= *G. griswoldi* Shreve). FML 1245/8, 10, 23, 36-37, 39, Hacienda Maraynioc, Cerca de Tarma, Prov. Junín, Perú (1 ♂, 5 ♀♀).
- Gastrotheca boliviiana* (Steindachner) (= *mar-supiata*). ZSM 24/1962 (1 ♂, 4 ♀♀), Yungas de Totora, Bolivia.
- Gastrotheca cavia* Duellman. BM 98-4-8-156, (1 ♀), Ibarra, Ecuador. BM 60-6-16-124-125 (2 ♀♀) Oeste de Ecuador.
- Gastrotheca christiani* Laurent. FML 00482 (Holotipo, ♀), FML 01841/1 y 5 (1 ♂, 1 ♀), FML 02117/2 y 5 (2 ♀♀), KU DO 56 (1 ♂, 1 ♀), Alto Calilegua, Prov. Jujuy, Argentina.
- Gastrotheca chrysosticta* Laurent. FML 02098 (Holotipo, 1 ♂), FML 02919 (3 ♂♂), FML 02934 (1 ♀), Palca de San Martín, Prov. Salta, Argentina. FML 02890 (1 ♀), FML 02880 (4 ♂♂), Finca Arazayal, Prov. Salta, Argentina.
- Gastrotheca cornuta* Boulenger. BM 1947-2-22-49, (Holotipo, ♀), Cachabe, Ecuador.
- Gastrotheca excubitor* Duellman y Fritts. FML 02014 (1 ♀), Abra Acancu, Prov. Cuzco, Perú.
- Gastrotheca fissipes* (Boulenger). BM 1947-2-22-40, (Holotipo, 1 ♀), Iguarasse, Pernambuco, Brasil.
- Gastrotheca gracilis* Laurent. FML 01389 (Holotipo, 1 ♀), FML 01618 (2 ♂♂), La Banderita, Prov. Tucumán, Argentina. FML 01769 (3 ♂♂), FML 01972 (1 ♀), FML 01973 (1 ♀), FML 02238 (1 ♀), km 40-47, ruta a Tafi del Valle, Prov. Tucumán, Argentina.
- Gastrotheca griswoldi* Shreve. MCZ 24102 (Holotipo, ♂), MCZ 24103, 05 (Paratipos, 2 ♀♀), MNHP 8662 (Paratipos, 2 ♂♂, 3 ♀♀), Marayanioc, Perú.
- Gastrotheca lojana* Parker. BM 1947-2-31-13 (Holotipo, ♀), Loja, Ecuador. BM 1947-2-31-6-7, 14-15 (Paratipos, 4 ♀♀), BM 1930-10-12-6 (Paratipo, 1 ♂), BM 1933-6-24-1820 (Paratipos, 5 ♂♂), Loja, Ecuador.
- Gastrotheca longipes* (Boulenger). BM 1947-2-31-4 (Holotipo, ♀), Canelos, Ecuador.
- Gastrotheca marsupiatu* (Duméril et Bibron). MNHP 4877 (Holotipo, ♀), Cuzco, Perú. BM 95-11-21-50, Yungas, Bolivia. BM 1902-5-29-147-151 (4 ♂♂, 1 ♀), Chorro, Bolivia. BM 1904-10-26-78-79 (1 ♂, 1 ♀), Pucará, Perú.
- Gastrotheca microdisca* (Andersson). IRSNB 9404, Reg. 1026 (Holotipo de *Hyla parkeri* Witte, ♀), Alto de Serra, Brasil.
- Gastrotheca monticola* Barbour y Noble. BM 1947-2-22-47-48 (Cotipos 2 ♂♂), Bella Vista, Noroeste de Perú. SMF 2678 (♂), Huanabamba, Perú. FML 02680 (♀), 6 mi. N of Cuenca, Prov. Azuay, Ecuador.
- Gastrotheca nicefori* Gaige. UAM IV 2394 (♀).
- Gastrotheca ochoai* Duellman y Fritts. FML 02012 (♀). East base of Cordillera Vicuña, Dep. Cuzco, Perú.
- Gastrotheca ovifera* (Lichtenstein y Weinland).

- SMF 41869 (♂), Cordillera costera entre Caracas y Maracay, Venezuela. SMF 56063 (♂), entre Tobar y Junguito, Venezuela. SMF 56647 (♀), Rancho Grande, Venezuela. ZSM 671/1937 (Holotipo de *Hyla vogeli*, ♂), Maracay, Venezuela. ZSM 10/1939 (2 ♂♂), Caracas, Venezuela. MCNC (sin número) (1 ♀), Naiguatém, Distr. Federal, Venezuela.
- Gastrotheca peruana* (Boulenger). BM 1947-2-22.42.45 (Cotipos, 4 ♂♂), Caras, Perú. MNHP 57/863 (♂), Cajamarca, Perú.
- Gastrotheca plumbea* (Boulenger). BM 1947-2-31.19 (Holotipo, ♀), Intac, Ecuador.
- Gastrotheca riobambae* (Fowler). MNHP 1662 (♂), 6227-29 (2 ♂♂, 1 ♀), 6283 (♀), Quito, Ecuador. BM 58-7-25-21 (1 ♀), "Andes del Ecuador". BM 98-4-28-154. 157 (2 ♂♂), Cachabí, Ecuador. BM 1972-1432-33 (1 ♂, 1 ♀), Llanganati Mnt., Ecuador.
- Gastrotheca testudinea* (Jimenez de la Espada). BM 81-5-13-65 (♀), Pozuzo, Perú.
- Gastrotheca walkeri* Duellman. SCM 4807 (♀), Las Llanadas (Hacienda El Limón), Venezuela. 6723-24 (2 ♀♀), Naiguatém, Dist. Federal, Venezuela.
- Gastrotheca* sp. FML 02011 (FMNH 39877-79) (2 ♂♂, 1 ♀), La Mar, Yanamonte, Dp. Ayacucho, Perú.
- Nyctimantis rugiceps* Boulenger. Cotipos: BM 80-12-5-52 (1 ♂), BM 80-12-5-163-65 (2 ♂♂, 1 ♀), Canelos, Ecuador.
- Stefania evansi* (Boulenger). BM 1947-2-13-11 (Holotipo, 1 ♀), Essequibo, Guyana. BM 1970-583 (1 ♀), Karisparu, Guyana. BM 1976-2012-13 (1 ♂, 1 ♀), Pipilipay, Guyana. BM 1976 2016, 2491 (1 ♂, 1 ♀), Echerah, Guyana. BM 1976-2017 (1 ♂), Roraima, Guyana.
- Stefania marahuacensis* Rivero. MCZ 28566 (1 juv.), Mt. Marahuaca, Cano Caju, Venezuela.
- Stefania scalae* Rivero. MCZ 64373 (♀), SCN, 1403, 1405 (2 ♂♂), ruta entre El Dorado y Sta. Elena de Vairen, Venezuela.
- Stefania woodleyi* Rivero. BM 1967-654 (Holotipo, ♀), Kanaima, Guyana.

## DISCUSION

No se puede confiar ciegamente en ninguno de los fenogramas obtenidos. Sin embargo, se eligió uno (fig. 6) que parecía más coherente que los otros, aunque también tiene sus

defectos: fue construido con el método WPGMA y teniendo en cuenta el tamaño. El primero en base a 50 mediciones no era satisfactorio, porque el desarrollo de las membranas interdigitales implicaba varias medidas redundantes y llegaba por ejemplo a separar anchamente *Stefania woodleyi* de *S. evansi* y *S. scalae*. Otras disociaban grupos homogéneos como las pequeñas especies andinas y subandinas del género *Gastrotheca*.

El mejor no puede aun pretender dar una imagen fiel de la realidad. La primera dicotomía debería separar *Anotheca* y *Nyctimantis*, puesto que se demostró (Duellman y Trueb, 1976; Maxson, 1977) que ni siquiera pertenecen a la subfamilia. A pesar de eso, están profundamente involucrados en el grupo, individualizándose solamente en una dicotomía de sexto rango.

Sin embargo otros resultados parecen tener mucho más peso. Así la primera división separa un grupo de Amphignathodontinae de tamaño reducido que abarca las especies andinas meridionales (i.e. de Perú, Bolivia y Argentina) de *Gastrotheca* y los géneros orientales *Fritziana* y *Flectonotus*. Otras investigaciones (Scanlan, Maxson y Duellman, 1979) desmienten tal acercamiento, pero no parece verosímil que las adaptaciones embrionarias de la subfamilia, que son complejas, hayan aparecido dos veces. Sin embargo, del Pino y Escobar (1981) describieron diferencias embrionarias en la estructura y la formación de las branquias campaniformes que confirman las conclusiones de Scanlan *et al.* Se puede concebir que la primera divergencia del grupo separó el complejo *Flectonotus-Fritziana* que tiene branquias pequeñas de los otros linajes en los cuales estas branquias son mucho más grandes. La similitud morfométrica entre este grupo y las especies meridionales de *Gastrotheca* sería debida a un paralelismo mantenido por la pequeñez del tamaño.

La ubicación de las especies de los géneros *Fritziana* y *Flectonotus* llama también la atención. Están separadas, pero *Flectonotus fissilis*, de mayor tamaño que *F. pygmaeus* y *F. fitzgeraldi*, se encuentra al lado de *Fritziana goeldii* y *F. ohausi*. La relación entre el espacio internasal y el espacio interorbital es netamente distinta (fig. 7) y a este respecto, *Flectonotus fissilis* se aleja más todavía de las otras especies de *Flectonotus*. Notablemente, este resultado confirma también el descubri-



nimiento de Duellman y Maness (1980) y Del Pino y Escobar (1981): *F. fissilis* difiere de los otros dos *Flectonotus* y se asemeja a *Fritziana goeldii* por sus dos pares de branquias (en lugar de un solo par) embrionarias, y su renacuajo con pico córneo y sin denticulos. Dos salidas se pueden contemplar: 1) la unión de los dos géneros bajo el nombre prioritario de *Flectonotus*; 2) la incorporación de *Flectonotus fissilis* en *Fritziana*, lo que parece la mejor solución, ahora confirmada por el muy reciente trabajo de Duellman y Gray (1983) lo que demuestra bien la eficacia del método morfométrico experimentada aquí.

En el resto del fenograma, los géneros *Cryptobatrachus* y *Stefania* parecen bien confirmados y relacionados.

En cambio, tres grupos de *Gastrotheca* de tamaño grande muestran un grado de diferencia que podría fundamentar una elevación al nivel genérico.

El menos distinto comprende especies de montaña en Colombia, Ecuador y norte de Perú: *riobambae* (Fowler), *cavia* Duellman, *plumbea* (Boulenger), *monticola* Barbour y Noble, *lojana* Parker. Como *G. peruana* (Boulenger) parece hacer el pasaje entre estas especies y las del sur, entre las cuales se encuentra *G. marsupiatata*, la especie típica del género, estimo muy dudoso que se pueda crear un género distinto para estas especies del norte, orófilas como las del Sur.

Completamente distinto es el caso de las especies de las selvas orientales: *ovifera* (Lichtenstein y Weiland), *microdisca* (Andersson), *walkeri* Duellman, *nicefori* Gaige y *testudinea* (Jimenez de la Espada). No parece existir transición con las formas de montaña y existe un nombre genérico disponible: *Opisthodelphys*.

Lo más curioso es el caso de *Amphignathodon*. Morfométricamente *G. cornuta* (Boulenger) y *G. angustifrons* (Boulenger), que parece no ser más que el macho de *G. cornuta* (los tipos vienen de la misma localidad y además de ser morfométricamente muy parecidos tienen ambos la misma mancha puntiforme blanca en la base del muslo), son muy similares a *Amphignathodon*, a tal punto que sin los dientes de la quijada inferior del último, no vacilaría en poner *G. cornuta* en este género lo que se haría sin dudas en un sistema cladista. También relacionadas parecen las especies *longipes* (Boulenger) y *fissipes* (Boulenger). Los grupos de especies anteriores corresponden más o me-

nos a los que establecieron del Pino (1980) del Pino y Escobar (1981) por la estructura de la bolsa dorsal y la embriología, como lo demuestra la tabla siguiente:

TABLA I

	DN	B	DH	NH	NN	T	H
A	■	2	8-10	6-17	2	73-95	A
O	M	2 (3,5)	6-10	12-32	2	60-85	A
GN	RM	3456	3-8	20-128	1	55-73	D
GS	RM	3456	3-6	10-138	1	36-42	D

#### Abreviaturas:

- A : *Amphignathodon* y especies relacionadas del género *Gastrotheca* (*cornuta*, *angustifrons*, *ceratophrys*, *longipes*)  
 O : Grupo *ovifera* (*G. ernestoi* tiene una bolsa de tipo 5 y *T. testudinea* de tipo 3)  
 GN : Especies andinas del Norte  
 GS : Especies andinas del Sur  
 DN : Desarrollo al nacimiento - R: renacuajos, M: metamorfoseados.  
 B : Tipo de bolsa marsupial (cf. del Pino 1980)  
 DH : diámetro de los huevos  
 NH : número de los huevos  
 NN : oocitos mononucleados (1) o polinucleados (2)  
 T : tamaño en mm.  
 H : ecología  
 AS : arborícola y selvática  
 D : diversa, a menudo terrestre y de alta montaña, a veces de selva seca, en el sur (Perú, Bolivia, Argentina)

#### CONCLUSIONES

Los resultados de esta prueba muestran que el método no se puede usar con una seguridad absoluta. Es siempre fundamental considerar otras evidencias. Así *Anotheca* y *Nyctimantis* que recientemente fueron excluidos de la subfamilia deberían separarse en primer lugar en el fenograma, luego *Fritziana* y *Flectonotus* según otras investigaciones recientes. En cambio el acercamiento de *Cryptobatrachus* y *Stefania* y la subdivisión de *Gastrotheca* en cuatro grupos (uno andino meridional, uno andino septentrional, uno selvícola oriental y uno selvícola subandino, filogenéticamente inseparable de *Amphignathodon*), estarían de acuerdo con la geografía y otros estudios recientes (Duellman 1983).



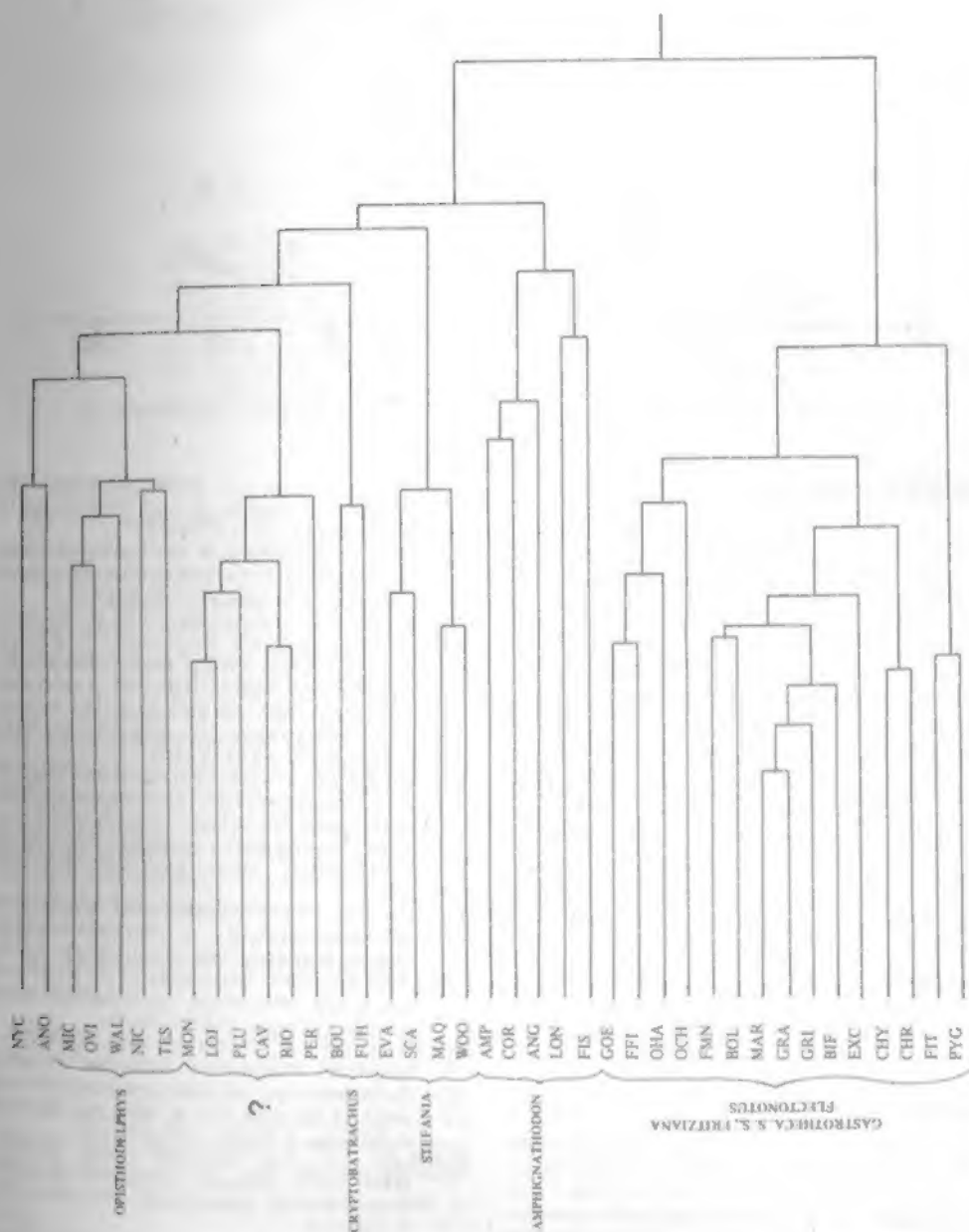


Fig. 6.— Fenograma de varios miembros de la subfamilia *Amphignathodontinae*, más *Anobleca* y *Nyctimantia* que en un pasado reciente, se clasificaron todavía en este grupo.

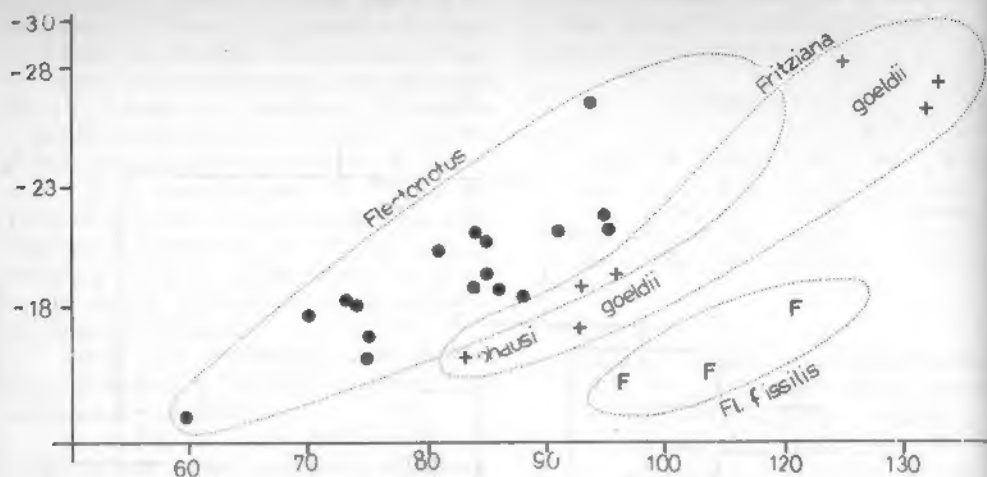


Fig. 7.— Relación entre el espacio internasal (ordenadas) y el espacio interorbital (abscisas) en *Flectonotus* y *Fritziana*.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los colegas siguientes que me facilitaron el acceso al material a su cargo, sea durante mi estadía en su Institución, sea mandándolo en préstamo: E. Brygoo (Paris), W.E. Duellman (Lawrence), M. Gosse (Bruselas), A.C.G. Grandison (Londres), U. Gruber (Munich), K. Klemmer (Frankfurt am Main), R. Lancini (Caracas), H. Marx (Chicago), J. Pefaur (Mérida), A. Paolillo (Caracas), H. Solano de Chacín (Caracas), E.E. Williams (Cambridge).

También merecen mi agradecimiento Ch. Halloy, que preparó el programa de computación para construir los fenogramas, mis ayudantes Alicia Marcus y Claudia Pérez Miranda que hicieron las tarjetas perforadas y las dibujantes Otilia Brizuela y Ana Lía Dupuy de Arana que hicieron las ilustraciones.

## BIBLIOGRAFIA

- DUELLMAN, W.E., 1970.- The Hyliid frogs of Middle America. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas. Vols. I - II.
- DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB, 1976.- The systematic status and relationships of the hyliid frog *Nyctimantis rugiceps* Boulenger.- Occas. Papers Mus. Nat. Hist., University of Kansas, 58: 1-14.
- DUELLMAN, W.E. y S.J. MANESS, 1980.- The reproductive behavior of some hyliid marsupial frogs.- *Herpet.*, 14, 3: 213-222.
- DUELLMAN W.E., 1983 a.- A new species of marsupial frog (Hylidae *Gastrotheca*) from Colombia and Ecuador.- *Copeia* 1983, 4: 868-874.
- DUELLMAN, W.E. y P. GRAY, 1983 b.- Developmental biology and Systematics of the egg-brooding Hyliid frogs, genera *Flectonotus* and *Fritziana*.- *Herpetologica*, 39, 4: 333-359.
- LAURENT, R.F., 1967.- Un método para la determinación de los mejores caracteres de proporción.- *Acta zool. lilloana* 23: 97-109.
- 1980.- Congruencia entre la sistemática tradicional y fenogramas basados en morfometría. *Acta zool. lilloana* 36: 77-80.
- 1981.- Phenogrammes d'Anoures bases sur la morphométrie.- *Monit. zool. ital.*, N.S. 15: 1-22.
- MAXSON, L.R., 1977.- Immunological detection of convergent evolution in the frog *Anothea spinosa* (Hylidae).- *Syst. Zool.*, 26, 1: 72-76.
- PINO, E.M. del, 1980.- Morphology of the pouch and incubatory integument in marsupial frogs (Hylidae).- *Copeia*, 1980, 1: 10-17.
- PINO, E.M. del y B. ESCOBAR, 1981.- Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg brooding Hyliid frogs.- *J. Morph.*, 167: 277-295.
- SCANLAN, B.E., L.R. MAXSON y W.E. DUELLMAN, 1979.- Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae; *Gastrotheca*).- *Evolution* 34, 2: 222-229.
- SNEATH, P.H.A. y P.R. SOKAL.- Numerical Taxonomy - W.H. Freeman and company. San Francisco, 573 pp.